

# Holling III 型捕食者 - 食饵系统的动力学性质

马凤兴, 林怡平

(昆明理工大学 理学院, 云南 昆明 650093)

**摘要:** 研究具有 Holling III 型功能反应函数的捕食者 - 食饵系统的动力学性质. 得到了平衡点局部稳定和分支的充分条件, 考虑了 Hopf 型周期解的存在性. 并研究了在适当参数条件下, 多重 Hopf 分支点的存在性.

**关键词:** 局部稳定性; Hopf 分支; 功能性反应; 食饵 - 捕食者

**中图分类号:** O193 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007 - 855X(2007)06 - 0103 - 05

## Dynamical Behaviors in Predator - Prey Model of Holling III

MA Feng-xing, LIN Yi-ping

(Faculty of Science, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650093, China)

**Abstract:** In this paper, the dynamical behaviors of a predator - prey model are investigated. The conditions of existence, local stability and bifurcation for the steady - states are obtained and the periodic solution of the Hopf type is put forward. The existence of multiple Hopf bifurcation point is also examined with suitable values of parameters.

**Key words:** local stability; Hopf bifurcation; functional response; prey - predator model

### 0 引言

捕食者和食饵之间的动力学行为是生态学和生物数学中的重要课题之一<sup>[1-3]</sup>, 虽然在过去的研究中, 人们在捕食者 - 食饵理论上取得了很大的进步, 但是很多长期存在的数学和生态学上的问题仍然没有得到解决<sup>[2-6]</sup>.

1973 年 May RM 提出了如下微分方程模型<sup>[7]</sup>:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k}) - yp(x) \\ \frac{dy}{dt} = y[s(1 - \frac{y}{hx})] \end{cases}, \quad \text{其中 } x(0) > 0, y(0) > 0, r, s, k, h > 0.$$

其中  $x(t)$  是食饵在  $t$  时刻的种群密度;  $y(t)$  是捕食者在  $t$  时刻的种群密度;  $p(x)$  是 Holling 型功能反应函数;  $r, sk, h$  是正常数, 它们分别表示食饵在没有捕食者时的内禀增长率, 捕食者的内禀增长率, 食饵的环境容纳量, 捕获饱和系数. 当  $p(x)$  是 Holling I, II, IV 型功能反应函数时, 已获得一些有趣的结论<sup>[8-10]</sup>.

当  $p(x)$  是 Holling III 型功能反应函数时,  $p(x) = \frac{mx^2}{b+x^2}$ .

文中考虑具有  $p(x) = \frac{mx^2}{b+x^2}$  功能反应函数的捕食者 - 食饵系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k}) - \frac{mx^2}{b+x^2}y \\ \frac{dy}{dt} = y[s(1 - \frac{y}{hx})] \end{cases}, \quad \text{其中 } x(0) > 0, y(0) > 0.$$

收稿日期: 2007 - 05 - 11.

第一作者简介: 马凤兴(1979 -), 女, 在读硕士研究生. 主要研究方向: 动力系统. E-mail: mafx2005@163.com

其生物意义是显而易见的.为了研究的方便,我们令

$$\bar{t} = rt, \bar{x} = \frac{x}{k}, \bar{y} = \frac{my}{rk}, a = \frac{b}{k^2}, \delta = \frac{s}{r}, \beta = \frac{sk}{hm},$$

则上式可变形为:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{x^2}{a+x^2}y \\ \frac{dy}{dt} = y(\delta - \beta \frac{y}{x}) \end{cases}, \tag{1}$$

其中  $a, \delta, \beta$  是正的参数.从生态学的角度出发我们仅仅研究系统(1)在  $(x, y) \in R_+^2 = \{(x, y) : x \geq 0, y \geq 0\}$  内的解.

文中利用定性分析方法证明系统(1)随着参数的变化平衡点的局部稳定性会发生改变,而且平衡点的个数也会发生变化,从而产生分支现象,还可能出现 Hopf 分支及多重的 Hopf 分支点和周期解.

### 1 平衡点分析

设  $E(x^*, y^*)$  为系统(1)的平衡点,则  $x^*$  和  $y^*$  可由下面的方程解出:

$$\begin{cases} x^*(1-x^*) - \frac{x^{*2}}{a+x^{*2}}y^* = 0 \\ y^*(\delta - \beta \frac{y^*}{x^*}) = 0 \end{cases}, \quad \text{即} \quad \begin{cases} 1-x^* - \frac{x^*y^*}{a+(x^*)^2} = 0 \\ y^* = \frac{\delta}{\beta}x^* \end{cases}. \tag{2}$$

我们只考虑  $x^* \in [0, 1]$  时的平衡点.由(2)式可得:

$$F(x) = x^3 + (\frac{\delta}{\beta} - 1)x^2 + ax - a = 0. \tag{3}$$

令  $n = \frac{\delta}{\beta} - 1$ , 则(3)式可变为:

$$F(x) = x^3 + nx^2 + ax - a = 0, (a > 0).$$

定理 1: (1) 若  $\delta > \beta$  (见图 1), 即  $(\beta, \delta) \in I$ , 则方程  $F(x) = 0$  有 1 个正的实根;

(2) 若  $\delta \leq \beta$  (见图 1), 即  $(\beta, \delta) \in II$ , 则方程  $F(x) = 0$  有 1 个或有 3 个正的实根.

证明:  $\beta - \delta$  参数空间(只考虑  $\beta, \delta > 0$ ) 可以被直线  $\delta = \beta$  分割成两部分, 我们可以得到  $F(x)$  的系数在不同区域内的符号, 见表 1. 根据笛卡尔正负号规则, 则系统(1)在  $R_+^2$  内部至多有 3 个平衡点.

若  $F(x) = 0$  有 3 个正根, 则系统(1)有 3 个  $R_+^2$  内部的平衡点.

当参数改变并通过每个区域的边界时, 则平衡点的个数可能会发生改变, 即分支现象出现. 又由于  $F(x)$  是  $x^3$  的函数, 适当选择参数值, 则有可能出现多重的平衡点.

### 2 平衡点的稳定性

设  $(x, y)$  满足(2)式, 则 Jacobi 矩阵为:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{-2x^3 + x^2 - a}{a+x^2} & -\frac{x^2}{a+x^2} \\ \frac{\delta^2}{\beta} & -\delta \end{pmatrix}.$$

其特征多项式为:

表 1  $F(x)$  的系数的符号  
Tab.1 The signs of the coefficient of  $F(x)$

	I	II
$n$	+	-
$a$	+	+

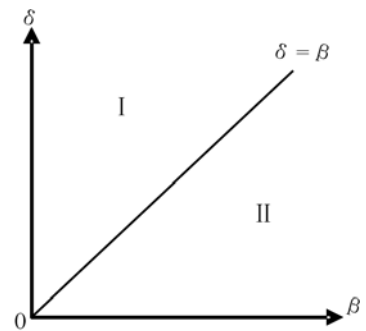


图 1 在参数  $(\beta, \delta)$  空间中平衡点的分支  
Fig.1 Bifurcations of equilibrium on  $(\beta, \delta)$  parameter plane

$$H(\lambda) = |\lambda E - J| = \left(\frac{-2x^3 + x^2 - a}{a + x^2} - \lambda\right)(-\delta - \lambda) + \frac{\delta^2}{\beta} \cdot \frac{x^2}{a + x^2} = \lambda^2 + C_1\lambda + C_2,$$

其中  $C_1 = \delta + \frac{2x^3 - x^2 + a}{a + x^2}, C_2 = \frac{\delta^2}{\beta} \cdot \frac{x^2}{a + x^2} + \frac{2x^3 - x^2 + a}{a + x^2} \cdot \delta.$

对平衡点(0,0),容易验证: $C_1 = \delta + 1 > 0, C_1 C_2 = \delta(\delta + 1) > 0.$

由 Routh - Hurwitz 判据可知平衡点(0,0)是局部渐近稳定的.

当  $x^* \neq 0$  时,我们将  $C_1, C_2$  写成  $x$  的函数:

$$C_1 = \frac{1}{a + x^2} [2x^3 + (\delta - 1)x^2 + a(\delta + 1)] \tag{4}$$

$$C_2 = \frac{1}{(a + x^2)\beta} [2\delta x^3 + (\delta - \delta\beta)x^2 + a\delta\beta] \tag{5}$$

$$C_1 C_2 = \frac{1}{(a + x^2)^2 \beta} [4\delta\beta x^6 + (2\delta - 4\delta\beta + 2\delta^2\beta)x^5 + (\delta - 1)(\delta - \delta\beta)x^4 + (2a\delta^2\beta + 4a\delta\beta)x^3 + (a\delta^2 + a\delta - 2a\delta\beta)x^2 + a^2\delta\beta(\delta + 1)] \tag{6}$$

引理 1:假设  $C_1 C_2(x) = 0$  有  $i$  个正的实根,则可写为: $\bar{x}_1 \leq \bar{x}_2 \leq \dots \leq \bar{x}_i, 1 \leq i \leq 6.$  这里我们把重根也考虑进去,若  $x^*$  满足  $\bar{x}_{2j-1} \leq x^* \leq \bar{x}_{2j},$  则  $C_1 C_2(x^*) \geq 0.$

其中  $j = \begin{cases} 1, \dots, \frac{i}{2}, & \text{当 } i \text{ 为偶数时;} \\ 1, \dots, \frac{i+1}{2}, & \text{当 } i \text{ 为奇数时;} \end{cases}$

证明:假设结果不成立,即当  $\bar{x}_{2j-1} \leq x^* \leq \bar{x}_{2j},$  但  $C_1 C_2(x^*) < 0.$

因  $C_1 C_2(0^+) > 0,$  这就意味着  $C_1 C_2(x) = 0$  有奇数个的根  $\in (0, x^*],$  这与  $C_1 C_2(x) = 0$  在  $(0, x^*]$  上有偶数个根相矛盾,因此引理 1 结论成立.

定理 2:若  $\delta > 1,$  则存在偶数个  $i, 1 \leq i \leq 6,$  使得:

1) 当  $x^* \in \bigcup_{j=1}^{\frac{1}{2}} (\bar{x}_{2j-1}, \bar{x}_{2j})$  时,平衡点  $(x^*, y^*)$  是局部渐近稳定的;

2) 当  $x^* \in R^+ / \bigcup_{j=1}^{\frac{1}{2}} (\bar{x}_{2j-1}, \bar{x}_{2j})$  时,平衡点  $(x^*, y^*)$  是不稳定的;

证明:只须证  $C_1 > 0, C_1 C_2 > 0,$  由 Routh - Hurwitz 判据可知平衡点  $(x^*, y^*)$  是局部渐近稳定的. 当  $\delta > 1$  时,由笛卡尔正负号规则可知当  $x \in (0, +\infty)$  时  $C_1(x) = 0$  无正实根. 由(4)式可知: $C_1(0^+) > 0,$  则当  $x \in (0, +\infty)$  时, $C_1(x) > 0.$  同样可得知  $C_1 C_2(0^+) > 0, C_1 C_2(+\infty) > 0,$  这意味着  $C_1 C_2(x) = 0$  有偶数个正实根: $\bar{x}_1 \leq \bar{x}_2 \leq \dots \leq \bar{x}_i (1 \leq i \leq 6).$  则利用引理 1 可得到定理 2 的结论.

### 3 Hopf 类型周期解的存在性和稳定性

在这一部分,我们考虑 Hopf 分支的存在性,给出 Hopf 分支出现的参数值及 Hopf 型周期解稳定性的代数关系.

引理 2:设  $(x^*, y^*)$  为系统(1)的平衡点,若  $C_j(\delta) (j = 1, 2, 3),$  当  $\delta = \delta^*$  时满足以下条件:

$$C_1(\delta^*) = 0, C_2(\delta^*) > 0, \tag{7}$$

$$\left. \frac{dC_1(\delta)}{d\delta} \right|_{\delta = \delta^*} \neq 0, \tag{8}$$

则 Hopf 分支周期解存在.

由(3)式,我们可以解出: $\delta(x) = -\frac{\beta}{x^2}(x^3 - x^2 + ax - a).$

若  $x^*$  满足(7)式,而且  $\delta = \delta(x^*)$  满足(8)式,则  $\delta^*$  是一个 Hopf 分支值.

又  $\left. \frac{dC_1(\delta)}{d\delta} \right|_{\delta=\delta^*} = \left. \frac{dC_1(\delta)}{dx} \right|_{x=x^*} \cdot \left. \frac{dx}{d\delta} \right|_{\delta=\delta^*}$ , 即若已知  $\left. \frac{dx}{d\delta} \right|_{\delta=\delta^*}$  存在且不等于0, 则条件  $\left. \frac{dC_1(\delta)}{d\delta} \right|_{\delta=\delta^*} \neq 0$  等价于  $\left. \frac{dC_1(\delta)}{dx} \right|_{x=x^*} \neq 0$ .

以下的定理考虑 Hopf 分支值的存在性.

定理3: 在定理2中, 如果  $(\bar{x}_j, \bar{y}_j)$  是系统(1)的平衡点, 且  $\left. \frac{dC_1(\delta)}{dx} \right|_{x=\bar{x}_j} \neq 0$ ,  $\bar{x}_j$  既不是  $C_2(\delta^*) = 0$  的根也不是  $C_1(\delta^*) = 0$  根, 则  $\delta(\bar{x}_j)$  是一个 Hopf 分支值. 这里我们记当参数  $\delta$  改变时, 可能的分支值为:  $\delta(\bar{x}_1), \dots, \delta(\bar{x}_j)$ . 以下考虑 Hopf 型周期解的稳定性.

设  $(x^*, y^*)$  为 Hopf 分支点,  $\delta^* = \delta(x^*)$  为 Hopf 分支值.

做线性变换:  $\bar{x} = x - x^*$ ,  $\bar{y} = y - y^*$ .

则系统可化为:  $\frac{d\bar{X}}{dt} = J\bar{X} + S(\bar{X})$ , (9)

$$\text{其中 } \bar{X} = (\bar{x}, \bar{y})^T, S = (s_1, s_2)^T, J = \begin{pmatrix} \frac{-2x^{*3} + x^{*2} - a}{a + x^{*2}} & -\frac{x^{*2}}{a + x^{*2}} \\ \frac{\delta^2}{\beta} & -\delta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}.$$

当  $\delta = \delta^*$  时,  $J$  有2个特征根:  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{c_2}$ .

令  $\bar{X} = PU$ , 则系统(9)变为:  $\frac{dU}{dt} = J_1U = P^{-1}S(PU)$ , (10)

$$\text{其中 } J_1 = \begin{pmatrix} 0 & -\sqrt{c_2} \\ \sqrt{c_2} & 0 \end{pmatrix} = P^{-1}JP \quad P = \begin{pmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{pmatrix}$$

$$\text{其中 } P_{11} = \frac{1}{\sqrt{c_2}}(-a_{11}P_{12} - a_{12}P_{22}) = -\frac{a_{12}P_{22}}{\sqrt{c_2}} \quad P_{12} = 0$$

$$P_{21} = \frac{1}{\sqrt{c_2}}(-a_{21}P_{12} - a_{22}P_{22}) = -\frac{a_{22}P_{22}}{\sqrt{c_2}} \quad P_{22} = -\frac{A_1A_2}{A_1A_2 - A_3A_4}$$

$$\text{其中 } A_1 = a_{11}a_{22} + a_{11}^2 \quad A_2 = a_{11}a_{22} + a_{22}^2 \\ A_3 = a_{11}a_{12} + a_{12}a_{22} \quad A_4 = a_{11}a_{21} + a_{21}a_{22}$$

在(10)式中, 令  $P^{-1}S(PU) = \begin{pmatrix} F^1(U, \delta) \\ F^2(U, \delta) \end{pmatrix}$ , 根据文献[13]中的分支公式, 我们有:

定理4: 当  $\sigma < 0$  时, 从  $\delta^*$  附近的分支点  $(x^*, y^*)$  产生的周期解是稳定的;

当  $\sigma > 0$  时, 此周期解不稳定.

$\sigma$  的值由下式定义:

$$\sigma = \frac{1}{16} [F_{111}^1 + F_{122}^1 + F_{112}^2 + F_{222}^2] + \frac{1}{16\epsilon} [F_{12}^1(F_{11}^1 + F_{22}^1) - F_{12}^2(F_{22}^2) - F_{11}^1F_{11}^2 + F_{22}^1F_{22}^2]$$

$$\text{其中 } \omega = \sqrt{c_2}, F_{ij}^k = \frac{\partial^2 F^k}{\partial U_i \partial U_j}(0, \delta^*), F_{ijl}^k = \frac{\partial^3 F^k}{\partial U_i \partial U_j \partial U_l}(0, \delta^*).$$

#### 4 稳定性和 Hopf 分支的数值例子

这部分我们给出一个具体的例子来验证上面的结论.

$$\text{取 } a = 0.002, \delta = 1.5 > 1, \beta = 1.6, \text{ 系统(1)变为: } \begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{x^2}{0.002 + x^2}y \\ \frac{dy}{dt} = y(1.5 - 1.6 \frac{y}{x}) \end{cases}.$$

经验证后可知满足条件  $\delta > 1, x^* \in \bigcup_{j=1}^i (\bar{x}_{2j-1}, \bar{x}_{2j})$ , 并计算出平衡点为  $E_1^*(0.1444, 0.1354)$ , 由于该系统满足第 3 部分的定理 2, 则平衡点是局部渐近稳定的, 见图 2(a) ~ (b). 又取  $a = 0, \delta = \frac{1}{19}, \beta = \frac{1}{10}$ , 计算出平衡点为  $E_2^*(0.4737, 0.2496)$ , 该系统满足引理 2 的条件, 因此系统在平衡点  $E_2^*$  附近产生 Hopf 分支, 同时其线性化系统有一对共轭的纯虚根  $\pm i\omega_0 (\omega_0 > 0)$ , 经近似计算可得:  $\omega_0 \approx 5.212453187, \left. \frac{dC_1(\delta)}{d\delta} \right|_{\delta=\delta^*} \approx -3.955825853 \neq 0$ . 又由第三部分的计算公式, 经过近似计算可得  $\sigma < 0$ , 即由平衡点  $E_2^*$  附近分支出的周期解是稳定的, 见图 2(c) ~ (e).

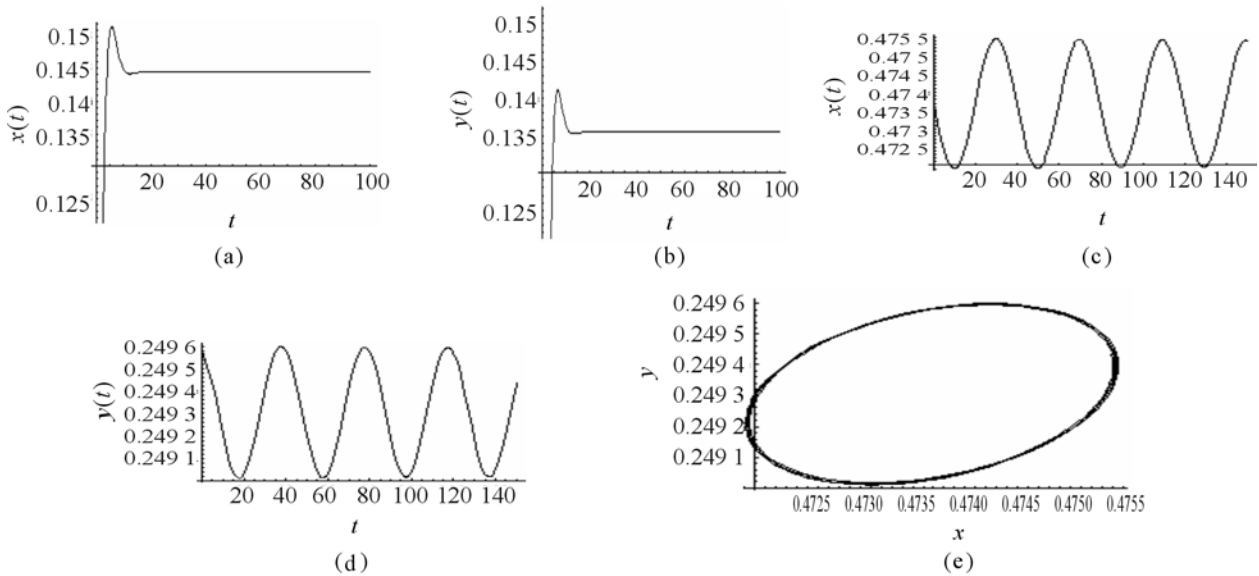


图2 正平衡点  $E_2^*(0.4737, 0.2496)$  附近分支出稳定的周期解  
 Fig.2 The stable periodic solutions of the Hopf type on the positive equilibrium  $E_2^*(0.4737, 0.2496)$

### 5 结论

利用定性分析的方法证明了 Holling III 型捕食者 - 食饵系统随着参数的变化平衡点的局部稳定性会发生变化, 以及分支和 Hopf 型周期解的存在性. 结果表明, 对 Holling III 型捕食者 - 食饵系统, 当捕食者的内禀增长率大于没有捕食者时食饵的内禀增长率且平衡点  $(x^*, y^*)$  在一定范围内时, 位于  $(x^*, y^*)$  点附近的食饵种群密度  $x(t)$  和捕食者种群密度  $y(t)$  分别趋向于  $x^*$  和  $y^*$ , 达到一种稳定的状态; 且当捕食者的内禀增长率与没有捕食者时食饵的内禀增长率比率适当时, 位于平衡点  $(x^*, y^*)$  附近的食饵种群密度  $x(t)$  和捕食者种群密度  $y(t)$  将会成周期变化.

### 参考文献:

[1] Berryman A A. The Origins and Evolution of Predator - Prey Theory[J]. Ecology, 1997, 73: 1530 - 1535.  
 [2] 马知恩. 传染病动力学的数学建模与研究[M]. 北京: 科学出版社, 2004.  
 [3] 陈兰荪, 陈键. 非线性生物动力系统[M]. 北京: 北京科学出版社, 1993.  
 [4] Kuang Y, Freedman H I. Uniqueness of Limit Cycles in Gause - Type Predator - Prey System[J]. Math Biosci, 1988, 88: 67 - 84.  
 [5] Kuang Y. Nonuniqueness of Limit Cycles of Gause - Type Predator - Prey System[J]. Appl Anal., 1988, 29: 269 - 287.  
 [6] Kuang Y. On the Location and Period of Limit Cycles of Gause - Type Predator-prey System[J]. J Math Anal Appl, 1989, 142: 130 - 143.  
 [7] May RM. Stability and Complexity in Model Ecosystems[M]. Princeton: University Press, 1973.

- [4] Wang C C, Su J P. A new Adaptive Structure Control for Chaotic Synchronization and Secure Communication[J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2004;20:967-77
- [5] Park J H. Adaptive Synchronization of a Unified Chaotic Systems with an Uncertain Parameter[J]. Int J Nonlinear Sci Numer Simul, 2005;6:201-6.
- [6] Park J H, Kwon O M. LMI Optimization Approach of Time - Delay Chaotic Systems[J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2005;23:445-50.
- [7] Mohammad Hacri, Amir Abbas Emadzadeh Comparative Study of Various Methods for Synchronization two Different Chaotic Systems[J]. Physics Letters A, 2006;356:59-64.
- [8] Kuznetsov A P, Mosekilde E, Turukina L V. Synchronization in Systems with Bimodal Dynamics[J]. Physica A, 2006;371:280-292.
- [9] Thongchai Botmart, Piyapong Niamsup Adaptive Control Synchronization of the Perturbed Chua's System[J]. Mathematics and Computers in Simulation, 2007;75:37-55.
- [10] Ren Quan-sheng, Zhao Jian-ye. Impulsive Synchronization of Coupled Chaotic Systems via Adaptive - Feedback Approach [J]. Physics Letters A, 2006;355:342-347.
- [11] Genesio R, Tesi A. A Harmonic Balance Methods for the Analysis of chaotic Dynamics in Nonlinear Systems[J]. Automatica, 1992;28:531-48

~~~~~  
(上接第107页)

- [8] Holling C S. The Functional Response of Predators to Prey Density and Its Role in Mimicry and Population regulation[J]. Mem Ent Soc Can, 1965;46:1-60.
- [9] Leslie P H, Gower J C. The Properties of a Stochastic Model for the Predator - Prey Type of Interaction Between Two Species [J]. Biometrika, 1960;47:219-34.
- [10] Li Yi-long, Xiao Dong-mei. Bifurcations of a Predator - Prey System of Holling and Leslie Types[J]. Chaos, Solitons and Fractals, 2007,34:606-620.
- [11] Lin Yiping R. Dynamical Behaviors for a Three - Dimensional Differential Equation in Chemical System[J]. Acta Mathematicae Applicatae Sinica, Apr, 1996,12:144-154.
- [12] Marsden J E, Cracken M M. The Hopf Bifurcation and Its Applications[M]. Springer - Verlag, New York, 1976.
- [13] Stephen Wiggins. Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos[M]. Springer - Verlag, New York, 1976:272-276.
- [14] 张明吉,李庶民. 一类7次  $Z_2$  一等变平面 Hamilton 系统的极限环分布[J]. 昆明理工大学学报:理工版, 2006,31(6):111-113.